Gletscherbäche – eine Wiege der Überlebenskünstler

LEOPOLD FÜREDER

Abstract: **Glacial streams – a cradle of survivalists**. Alpine river ecosystems above the treeline are generally fed by glacial icemelt, snowmelt, and groundwater, share common features (e.g. steep gradients, high flow velocities and dynamics) and support a unique flora and fauna, including endemic and threatened species adapted to harsh environmental conditions. Alpine river ecosystems are under major pressure from climate change, altered hydrology with retreating glaciers and shrinking snow cover, but also from a variety of anthropogenic influences that are expected to change biodiversity and ecosystem structure and function. In various ongoing research projects we characterise diversity in alpine streams with a major focus on the relationships between catchment characteristics, diversity and ecosystem function at higher altitudes. In preliminary investigations for a river monitoring in the Hohe Tauern Nationalpark, we found that glaciation in the catchment turned out to be a major factor for defining the hydromorphological conditions, the degree of harshness to influence taxa richness and diversity of the aquatic fauna. Subsequently, we tested the effect of glaciation on the bottom fauna in applying a set of species traits, indicating strategies and adaptations of resilience and resistance as well as to face environmental harshness. As current climate change scenarios propose major impacts at high altitudes considerable changes within the faunal assemblages including their functional organisations are to be expected. With this contribution we emphasise the importance of a high-level taxonomy as a prerequisite for the application of species traits in combination with traditional indices that will build a useful methodology in environmental monitoring.

Key words: glacial rivers, alpine ecosystems, climate change, indicator, species traits.

Einleitung, Hintergrund

Global gesehen beziehen mehr als 50 % der Fließgewässer ihr Wasser aus Schnee und Eis (BARNETT et al. 2005). Bedingt durch den Klimawandel ist im letzten Jahrhundert weltweit die Schnee- und Eisbedeckung stark zurückgegangen (BATES et al. 2008). Es wird angenommen, dass dieser Rückgang für die nächsten 50-100 Jahre andauert. Prognosen bis zum Jahre 2100 lassen erkennen, dass der Gletscherrückgang fortschreitet, und das Wettergeschehen durch stärkere und längere Trockenperioden sowie durch Niederschlag als Regen anstelle von Schnee (auch im Winter) geprägt sein wird (BENISTON 2003). So ist auch zu erwarten, dass sich in Gebirgslagen Hydrologie und Geomorphologie stark verändern, was in eine deutliche Veränderung der Menge und Zusammensetzung des Schmelzwassers und damit der Gewässerökologie zur Folge haben. Angesichts der großteils engen Anpassung der Gewässerzönosen an die in Gebirgslagen typischen extremen Umweltbedingungen (FÜREDER 2007) und dem Vorkommen von zahlreichen endemischen (hier: entweder auf alpine Gebiete oder Gletscherbäche beschränkte) Arten, ist zu erwarten, dass sich durch diese drastischen Veränderungen die Artenzusammensetzung verschiebt und besonders angepasste Arten verschwinden werden. Da die Gewässerzönosen als Nahrungsgrundlage für andere Wirbellose (z.B. Spinnen, Laufkäfer) aber auch höhere Organismen (wie Fische, Amphibien und Vögel) fungieren, sind die möglichen Folgewirkungen nicht nur auf die Fließgewässerökosysteme beschränkt. Zudem ist in den Nahbereichen der Gewässer und ihren Einzugsgebieten mit einer Änderungen der Lebensbedingungen (Klima, Wettergeschehen, Temperatur, Vegetation, Störungsfrequenz, usw.) zu rechnen, die sich auf die Existenz der höheren Organismen auswirken werden. Die prognostizierte Veränderung der Faunenzusammensetzung zusammen mit der Aufzeichnung/Messung von abiotischen Umweltfaktoren (Hydrologie, Habitatvielfalt, Wasserchemie, Temperatur, Menge und räumliche Verteilung der organischen Substanz) bieten aber auch die Möglichkeit, ein Beobachtungssystem im Gebirgsraum einzurichten. Für dieses Beobachtungssystem können die gut und eng angepassten Lebewesen als Indikatoren (Zeigerorganismen) definiert und verwendet werden. Mehrere Überblicksarbeiten, z.B. HODKINSON & JACKSON (2005), JACKSON & FÜREDER (2006), beleuchten diesen Aspekt. In meiner Arbeitsgruppe „Fließgewässerökologie und Naturschutz“ beschäftigen wir uns seit mehreren Jahren dieser Fragestellung und führen umfassende Untersuchungen dazu im Hochgebirge durch.

Denisia **33**,
zugleich Kataloge des
oberösterreichischen
Landesmuseums
Neue Serie **163** (2014):
217-230







Abb. 1: Gebirgsbäche entwässern im Hochgebirge nivale und alpine Landschaften, hier vergletscherte Einzugsgebiete oberhalb der Waldgrenze: Viltragenbach (**a**) und Schlatenbach (**b**) im Innergschöß, Osttirol, und Anlauftal, Salzburg (**c**) (Fotos: G. Andre).

Typen alpiner Fließgewässer und ihre zeitliche und räumliche Dimension

Schon lange ist bekannt, dass Fließgewässer keine einheitlichen Lebensräume von ihrer Quelle bis zur Mündung darstellen, aber die maßgeblichen Umweltfaktoren und die Zusammensetzung der vorkommenden Lebensgemeinschaften sind im Längsverlauf einer kontinuierlichen (z.B. VANNOTE et al. 1980) und/oder einer diskontinuierlichen (z.B. WARD & STANFORD 1983) Veränderung unterworfen. Klima (sowohl regionales Klima als auch lokale Witterungsverhältnisse), Häufigkeit, Menge und Saisonalität des Niederschlags, Geologie und Pflanzendecke des Einzugsgebiets und Ufervegetation beeinflussen Hydrologie, Temperaturverhältnisse, Substratzusammensetzung, Bachmorphologie und Wasserchemie als die Systemeigenschaften von Fliessgewässern. In alpinen Gebieten jedoch, bestimmt der Ursprung des Gewässers und der größeren Zuflüsse die Fliessgewässercharakteristik entscheidend. Man kann daher entsprechend der Herkunft des Wassers (Grundwasser, Regen, Schnee, Gletscher) und des Gletschereinflusses vier grundsätzliche Typen alpiner Fliessgewässer unterscheiden (detailliert dargestellt in FÜREDER 1999; Abb. 3): Gletscherbach („KRYAL“), Quellbach („KRENAL“), regen- bzw. schneebeeinflusster Bach („RHITHRAL“), und Bachabschnitte, wo der Gletschereinfluss noch entscheidend die Lebensbedingungen prägt („GLACIO-RHITHRAL“). Oft bilden alpine Fließgewässerlandschaften ein komplexes Netzwerk von gletscher- und grundwasserbeeinflussten Bachläufen (KRYAL-, KRENAL-, RHITHRAL- und GLACIO-RHITHRAL-Abschnitte), das sich in seiner Zusammensetzung besonders in Bezug auf den Einfluss der einzelnen Komponenten sowohl im Längsverlauf als auch im Jahresverlauf stark ändern können.

Auf relativ kleinem Raum können sich Schnee- und Eisbedeckung deutlich unterscheiden, sodass man innerhalb der Fließgewässersysteme verschiedene Abschnitte definieren kann, die den relativen Anteil von Gletscherabfluss, Schneeschmelzwasser und Grund- oder Quellwasser widerspiegeln. Dementsprechend wurden alpine Fließgewässer als komplexes Mosaik aus Kryal-, Krenal- und Rhithralabschnitten bezeichnet (MCGREGOR et al. 1995), wobei jedem dieser Fließgewässertypen eine spezifische Vergesellschaftung von Organismen eigen ist (BRETSCHKO 1969, WARD 1994; FÜREDER 1999, BRITTAIN & MILNER 2001). In zahlreichen Untersuchungen wurde gezeigt, dass je nach Herkunft des Wassers eine charakteristische Abflussdynamik mit unterschiedlichen physikalischen (Temperatur und Sedimenttransport) und chemischen Eigenschaften vorherrschen kann (TOCKNER et al.

1997, SHARP et al. 1998, FÜREDER et al. 2001, SMITH et al. 2001, BROWN et al. 2003), was sich normalerweise auch auf die Zusammensetzung der Gewässerfauna auswirkt (FÜREDER et al. 2001). Die dabei festgestellten Unterschiede konnten teilweise durch die gewässertypischen Umweltfaktoren erklärt werden, wie zum Beispiel das Ausmaß der Vergletscherung (z.B. beim Vergleich eines Gletscherflusses mit einem Gebirgsfluss ohne Gletscher im Einzugsgebiet: FÜREDER et al. 2001, SCHÜTZ et al. 2001), die Geologie des Einzugsgebietes (z.B. Kalk- und Silikatgesteine) oder das Auftreten und Ausmaß von Störungen (z.B. jahreszeitliche Hochwasserereignisse durch Schneeschmelze verglichen mit ausgeglichenem Abfluss durch Grundwassereintritt: MILNER & PETTS 1994, WARD 1994, TOCKNER et al. 1997).

Diese alpinen Flusstypen sind analog zur Verbreitung der alpinen Vegetationszone weltweit zu finden - in Gebieten, wo Vergletscherung, eine relative lange Dauer der Schneebedeckung und andere meist damit zusammenhängende, oft extreme Umweltfaktoren ihre physikalischen und chemischen Eigenschaften prägen. Kurzum – es handelt sich um Fließgewässerökosysteme der kalten Regionen. Die alpine Vegetationszone entspricht generell dem Gebiet der kalten Region und ist definiert als jene Zone zwischen Waldgrenze und permanenter Schneegrenze. Die Höhenerstreckung der alpinen Zone variiert mit der geographischen Breite (KÖRNER 1995). In den Tropen muss man relativ hoch steigen, bis die Waldgrenze überschritten ist (>4000 m), in der Arktis kann die Waldgrenze bis zum Meeresspiegel reichen. Weltweit bedeckt die alpine Zone etwa 5,7 x 106 km^2, was 60 % der Fläche Europas entspricht. Etwa 70 % dieser Fläche sind von alpiner Vegetation bedeckt, der Rest wird von Gebirgswüsten, Fels, Geröll und Gletschern eingenommen. Die globale Verbreitung der alpinen Gebiete ist asymmetrisch, der Großteil (82 %) liegt auf der Nordhalbkugel. 23 % sind arktisch-subantarktische, 32 % kalt-gemäßigte und 29 % warm-gemäßigte alpine Systeme. Nur 16 % der alpinen Region finden sich in subtropischen und tropischen Gebieten.

Abflussdynamik, Temperatur, Chemismus und Trübstoffführung gelten als jene abiotischen Faktoren, die einen Gletscherbach und einen gletscherbeeinflussten Bach prägen und am deutlichsten von übrigen Gebirgsbächen der alpinen und subalpinen Region abgrenzen lassen und daher als die gewässertypspezifischen Umweltfaktoren anzusehen sind. Das charakteristische Abflussverhalten, mit maximaler Wasserführung im Sommer (Abb. 4a) und Abflussspitzen am Nachmittag, sowie der Temperaturverlauf im Gletscherbach gehören zu den Besonderheiten des Gletscherbaches. Ein oft in Quellbächen ausgeprägter Temperaturanstieg im Sommer wird im Gletscherbach durch die Ablation des





Abb. 2: Die Lage im Gewässersystem ist für die abiotischen Umweltparameter sowie für die Struktur und Funktion der Lebensgemeinschaften ausschlaggebend. (**a**) Gletscherbach im Bereich der Waldgrenze und (**b**) im Bereich des gut strukturierten Waldes im Seebachtal, NP Hohe Tauern, Kärnten (Fotos: G. Andre).

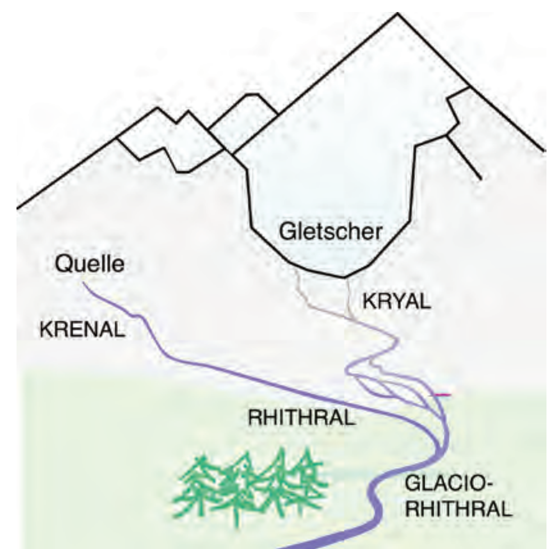


Abb. 3: Die typischen Fließgewässerabschnitte der kalten Regionen, wie sie aufgrund der wesentlichen Umweltfaktoren und ihrer Bewohner eingeteilt werden. Wichtig dabei ist der Ursprung des Gewässers. So unterscheidet die Wissenschaft den Gletscherbach (KRYAL) vom Quellbach (KRENAL) sowie die von Schneeschmelze und Regen geprägte Bäche (RHITHRAL) von den Bachabschnitte, die bereits beträchtlich vom Gletscher entfernt sein können, aber die Umweltfaktoren noch deutlich von diesem beeinflusst sind (GLACIO-RHITHRAL).

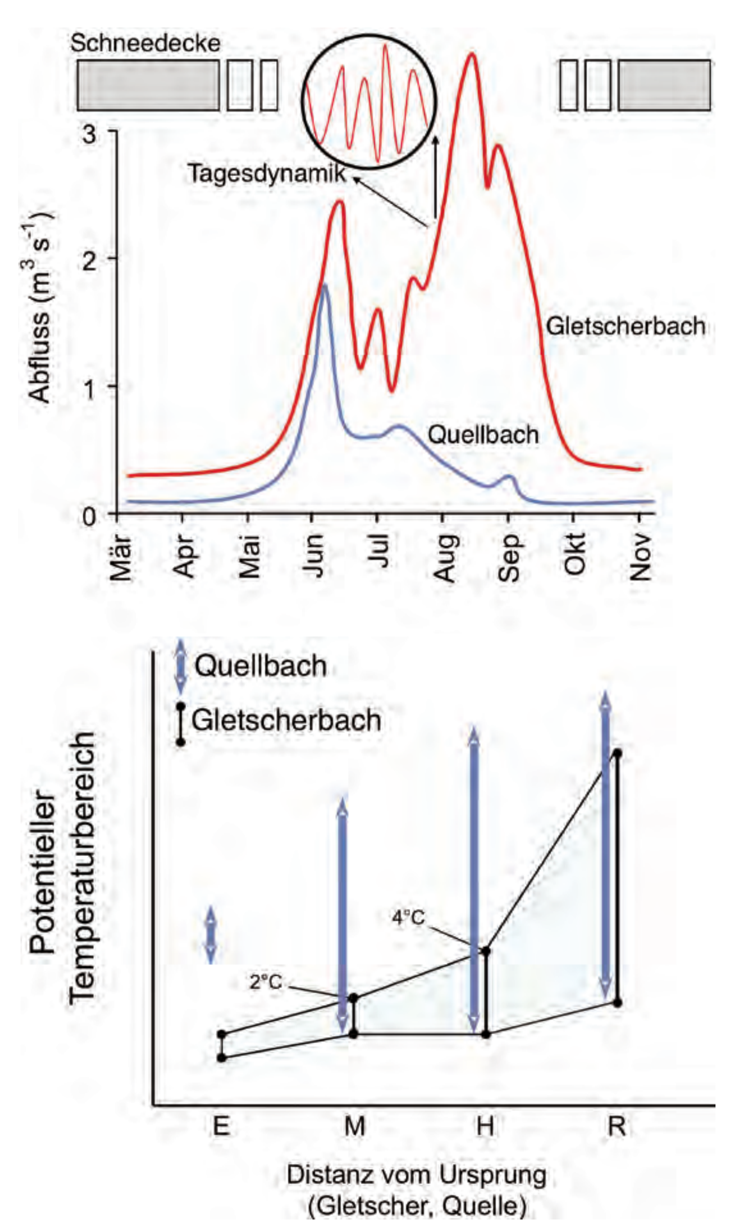


Abb. 4: a) Abflussgeschehen in einem Gletscherbach (rot) und einem Quellbach (blau). Die erste deutliche Erhöhung des Abflusses ist in beiden Bächen zur Zeit der Schneeschmelze festzustellen. Im Gletscherbach erfolgt im Verlauf des Sommers eine deutliche Steigerung der Schüttung, bedingt durch das Schmelzen des Gletschers. Im erhöhten Sommerabfluss ist eine charakteristischen Tagesdynamik festzustellen (Kreis). Der Balken über dem Diagramm gibt die Dauer der Schneedecke, die Schneeschmelze im Frühjahr und deren Bildung im Herbst an. b) Typischer Längsverlauf der Schwankungen der Wassertemperaturen in einem Gletscherbach (grau) und einem Quellbach (blaue Pfeile) mit zunehmendem Abstand vom Ursprung (Gletschertor, Quellaustritt). Die sommerlichen Höchstwerte in den oberen Abschnitten eines Gletscherbaches liegen zwischen 0 und 4 °C! Mit zunehmendem Abstand wird der Bach zwar wärmer, wegen des Einflusses des Schmelzwassers im Sommer erwärmt er sich weniger als ein Quellbach in vergleichbarer Lage und Größe.

Gletschers nur eingeschränkt ermöglicht oder verhindert. Die Wassertemperaturen (Amplitude, Mittel- und Maximalwerte) können sich deutlich in den Gewässertypen unterscheiden, haben aber auch verschiedene Muster im Längsverlauf der Fließgewässer (ein hypothetischer Verlauf der minimalen und maximalen Wassertemperatur entlang eines Gletscherbaches und eines Quellbaches ist in Abb. 4b dargestellt).

Die Fauna der Hochgebirgsbäche

In einer über zwei Jahre erfolgten Dokumentation der hydrologischen und physikalisch-chemischen Umweltfaktoren des Gletscherbaches Rotmoosache und des gletscherunbeeinflussten Königsbaches im hinteren Ötztal (Tirol) und deren Einfluss auf die Gewässerzönose konnten wesentliche gewässertypspezifische Unterschiede festgestellt werden (Füreder et al. 2001, Schütz et al. 2001). Die meisten physikalisch-chemischen Parameter, z.B. Konzentrationen wichtiger Anionen und Kationen, gelöster Kohlenstoff und Trübstoffe, zeigten dabei einen signifikanten Unterschied und demonstrierten vor allem im Gletscherbach den saisonalen Wechsel der dominierenden Wasserherkunft (Grundwasser, Gletscher, Schneeschmelze).

Deutliche Unterschiede in den Gebirgsbachzönosen (Artenzahl, Individuendichten, Zeigerarten) der untersuchten Bäche unterstreichen die speziellen gewässertypspezifischen Gegebenheiten und die auf Grund faunistischer Erhebungen basierenden Unterscheidung der alpinen Gewässertypen (Füreder et al. 2001). Die Dipterenfamilie Chironomidae, die durch ihr Anpassungspotential an eine Reihe extremer Lebensräume, darunter jene mit extremen Temperaturen bis sogar unter den Gefrierpunkt (beeindruckende Beispiele finden sich in Füreder 1999), ausgezeichnet ist, dominiert die alpine Gebirgsbachfauna. Dies wird besonders durch die hohen Individuendichten und Artenzahlen der Chironomidae-Unterfamilien Orthocladiinae (dominieren in Quellbächen) und Diamesinae (dominieren in Gletscherbächen) ausgedrückt.

Mit zunehmenden Abstand vom Gletscher werden die saisonalen und täglichen Schwankungen durch den steigenden Einfluss von Zubringern je nach Typ des zufließenden Gewässers entweder verstärkt (bei einmündenden Gletscherbächen) oder geglättet (bei vermehrtem Grundwasser- oder Quellbachzufluss). Dabei können deutliche räumliche und zeitliche Heterogenitäten innerhalb relativ kurzer Gewässerstrecken auftreten, wodurch dann kleinräumig ein komplexes System unterschiedlicher Gewässertypen entstehen kann (z.B. Ward et al. 1999, Malard et al. 1999).

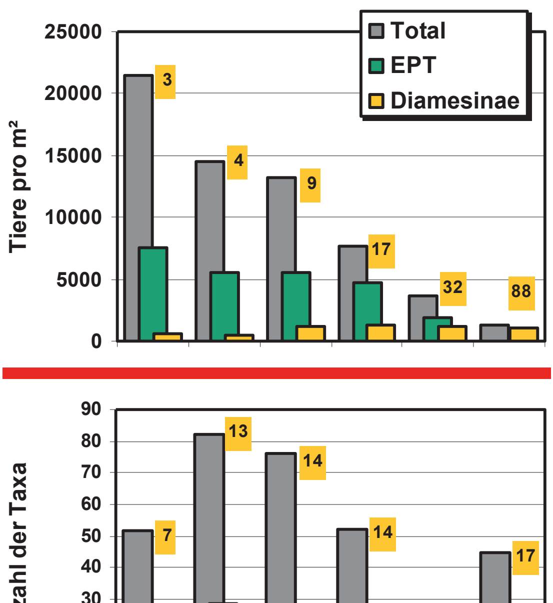
Als Schlüsselfaktoren für die Entwicklungsmöglichkeit und Etablierung der Gewässerzönose an einer

bestimmten Stelle im Längsverlauf eines Gletscherbaches gelten vor allem der Zeitraum seit der letzten Vergletscherung, die Wassertemperatur, die Stabilität und die Nährstoffverfügbarkeit (FÜREDER 2007). Diese für Struktur und Funktion der Bachzönosen maßgeblichen Faktoren erlangen auch in der Diskussion globaler Klimaveränderungen an Bedeutung.

Gletscherbäche erfahren durch die Wirkung des schmelzenden Eises genau in den Zeiten, in denen in gletscherunbeeinflussten Bächen stabilere Bedingungen herrschen, eine zusätzliche Dimension der abiotischen Bedingungen. Die Schmelzwässer und deren große Schwankungen sind die stärkste und für den Lebensraum bedeutendste Komponente; sie prägen die ökologischen Verhältnisse im Gletscherbach. Bei maximaler Gletscherablation (Schmelzwasserbildung), die normalerweise in den Nachmittagsstunden eines warmen Sommertages eintritt, erhöhen sich Strömungsgeschwindigkeit, Abfluss, Trübstoffgehalt und Substratumlagerung des Baches dramatisch. Die Folge sind deutliche Störungen für das Leben im Gletscherbach.

Für die Tiere der Gletscherbäche und gletscherbeeinflussten Flüsse sind dabei zwei Faktorenkomplexe von besonderer Bedeutung: zum einen sind es die instabilen und extremen physikalischen Verhältnisse, zum anderen die geringe Nährstoffkonzentration und Nahrungsverfügbarkeit, die als Folge der geringen Temperaturen vor allem aber der Störungshäufigkeit zu sehen sind. Dennoch finden sich Mikroorganismen, Kieselalgen und zu bestimmten Jahreszeiten andere Algen (wie z.B. die zottigen Kolonien der Goldalge *Hydrurus foetidus*, vgl. ROTT et al. 2006a, 2006b), die den wirbellosen Organismen zumindest periodisch Nahrung oder nährstoffreiches Substrat bieten.

Wie in anderen Gebirgsbächen zählen auch in Gletscherbächen die wasserlebenden Larven der Insektenordnungen Eintagsfliegen (Ephemeroptera), Steinfliegen (Plecoptera), Köcherfliegen (Trichoptera) und innerhalb der Zweiflügler (Diptera) besonders die Vertreter der Zuckmücken (Chironomidae) zu den wirbellosen Wasserbewohnern. Weltweit, von den arktischen Regionen über die Alpen, Pyrenäen, Kaukasus bis sogar in die tropischen Hochgebirge, wurden charakteristische Gesetzmäßigkeiten und Eigenheiten der Lebewelt, wie eine generelle Artenarmut mit einer geringen Besiedlungsdichte sowie eine ganz typische Faunenabfolge in Gletscherbächen festgestellt. Je näher man zum Gletscher kommt, desto geringer werden Artenzahl und Individuendichte der Artengemeinschaft, wenige tausend Meter entfernt dominieren die Zuckmücken, fast ausschließlich mit der Gattung Diamesa. Unmittelbar am Gletschertor bei einem Temperaturbereich von 0 bis



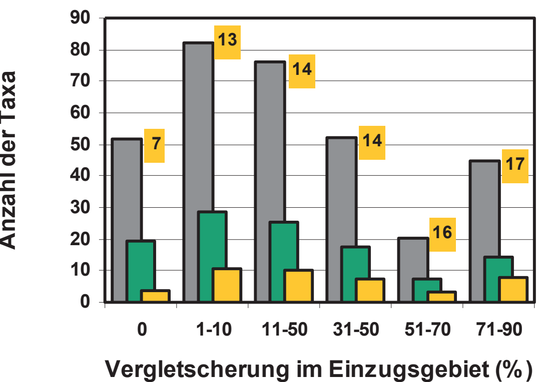


Abb. 5: Besiedlungsdichte und Artenzahl in einem Gletscherbach sind in besonderem Maße vom Vergletscherungsgrad des Einzugsgebietes abhängig. Eine faunistische Auswertung zahlreicher Untersuchungen in Gletscherbächen der österreichischen Zentralalpen (60 Gewässerabschnitte zwischen 1000 und 2500 m ü.M.) lässt ein deutliches Bild der Wirkung der Vergletscherung erkennen. In wenig vergletscherten Bereichen kommen durchschnittlich mehr als 20.000 Tiere pro m² Gewässersohle vor, eine Dichte, die dann mit zunehmender Vergletscherung rasch abnimmt. Bei größerem Gletschereinfluss wird die Gesellschaft immer deutlicher von Insekten, bei starker Vergletscherung nur mehr von Arten der Diamesinae (eine Unterfamilie der Zuckmücken) dominiert. Die Anzahl der vorkommenden Arten nimmt ebenso stark ab, die Diamesinae können aber ihre Artenzahl beibehalten. Es handelt sich dabei aber um andere Arten als in Gewässern mit geringerer Vergletscherung. „Graue" Säulen zeigen alle wirbellosen Tiere, „grün" sind Eintagsfliegen, Steinfliegen und Köcherfliegen zusammengefasst, und „gelb" sind die Zuckmücken Diamesinae. Das obere Diagramm zeigt die Individuendichten und das untere die Anzahl der verschiedenen taxonomischen Einheiten (Taxa, Arten).

1 °C übers Jahr kommt meist nur mehr 1 Art vor, nämlich die Gletscherbachzuckmücke Diamesa steinboecki. Je nach Grundwasser- bzw. Quelleinfluß können sich einige andere Arten dazu gesellen. Mit zunehmender Entfernung vom Gletschertor steigt durch Zuflüsse, Quellaustritte und Hangwässer der Anteil gletscherunbeeinflußten Wassers. Entsprechend ist auch die Fauna artenreicher und in größeren Besiedlungsdichten vorhanden (Abb. 5).

Um den extremen Bedingungen standzuhalten, sind diese Organismen mit einer Reihe von besonderen morphologischen Strukturen und Anpassungen in ihrer Lebensweise ausgestattet. Die hochspezialisierten Larven der Gletscherbachzuckmücken haben „überflüssige" Körperanhänge reduziert, kräftige Stummelbeine mit großen Krallen (Abb. 6a) gewährleisten selbst bei extremen Strömungsverhältnissen ein gutes Festhalten der Larven auf den Steinen. Analog dieser Einrichtungen haben Eintagsfliegen der Gattung Rhithrogena ihre seitlichen Abdominalkiemen zu einer ventralen Haftplatte angeordnet (Abb. 6b). Zudem ermöglicht ihr



Abb. 6: Das Tierleben in einem Gletscherbach. Die vorkommenden Arten sind in Lebensweise, Stoffwechselleistung und Körpergestalt an die extremen Umweltfaktoren angepasst. (**a**) Die Larven der Gattung *Diamesa* sind die typischen Bewohner der Gletscherbäche. (**b**) Eintagsfliegen der Gattung *Rhithrogena* sind durch die Abflachung des Körpers und der Anordnung der seitlichen Hinterleibskiemen zu einer Haftscheibe gekennzeichnet. (**c**) Andere Arten, wie zum Beispiel die Eintagsfliege *Baetis alpinus*, sind seitlich schmäler und stromlinienförmig in ihrer Gestalt.

abgeflachter Körperbau ein relativ gutes Beharrungsvermögen in der Strömungsgrenzschicht auf den Steinen. Andere Eintagsfliegen-Arten wiederum (z.B. Gattung Baetis) sind aus strömungsdynamischen Gründen seitlich zusammengedrückt und stromlinienförmig gebaut (Abb. 6c). Neben kräftigen Extremitäten und Haftvorrichtungen gewährleisten oft eine schlanke, wurmförmige Gestalt oder die winzige Körpergröße die Existenz bestimmter Arten in den strömungsoptimalen Gesteinszwischenräumen und im Schotterlückenraum.

Arten, die im Gletscherbach vorkommen haben auch ihren Entwicklungsszyklus den hydrologischen Verhältnissen angepasst. Ihre Bestandsmaxima bilden die Gletscherbacharten in der winterlichen Niederwasserperiode aus, das Minimum ist zur Zeit der hochsommerlichen Schmelzwasserabflüsse festzustellen. Bereits im Frühjahr und Frühsommer schlüpfen die meisten als geschlechtsreife Fluginsekten. Eine Reihe weiterer Besonderheiten können auch hinsichtlich der tiefen Temperaturen und der geringen Nährstoffverfügbarkeit realisiert sein, wie zum Beispiel die Verlängerung der Generationszyklen (von einem bis mehrere Jahre), kleinere Körpergröße, weniger und/oder kleinere Nachkommen.

Die Gewässerfauna als Indikatoren von klimatischen Veränderungen

Die gewässertypcharakteristischen Gegebenheiten unserer Gebirgsbäche können ein breites Spektrum einnehmen, können aber im Falle der Gletscherbäche durchaus extrem sein (WARD 1994, MILNER & PETTS 1994, FÜREDER 1999, BRITTAIN & MILNER 2001): geringe Temperaturen übers ganze Jahr, große tägliche Abflussschwankungen im Sommer mit Abflussspitzen am späten Nachmittag, hohe Trübstoffkonzentration, beides verursacht durch das Abschmelzen des Gletschereises, und eine daraus resultierende geringe Bachbettstabilität. Weiter bachabwärts zeigen die Systemeigenschaften der Gewässer durch den zunehmenden Abstand zum Gletscher, der Jahreszeit, ihrer Exposition und dem Beitrag von Wasser aus unvergletscherten Regionen oder Einzugsgebieten eine allmähliche Veränderung (FÜREDER et al. 2005).

Im Gegensatz dazu sind grundwassergespeiste Bäche oder Krenalabschnitte typischerweise durch ein relativ konstantes Abflussregime, höhere Sommer- aber auch Wintertemperaturen, eine größere Konstanz der physikalisch-chemischen Bedingungen und auch eine geringere Trübstoffführung charakterisiert (FÜREDER et al. 2001).

Der Einfluss der Gletscherschmelze auf Fließgewässerökosysteme beschränkt sich also nicht nur auf die Oberläufe, sondern kann sich über lange Strecken flussabwärts fortsetzen (FÜREDER 1999). Talgletscher können in manchen Regionen sogar bis unter die Baumgrenze vordringen sodass die vom Gletscherabfluss dominierten Flussabschnitte weit in die Niederungen reichen können; in weiten Teilen des Nordens erreichen sie sogar Meeresniveau (BRITTAIN et al. 2000, CASTELLA et al. 2001). Eine deutliche Auswirkung auf die Gewässerzönosen ist folglich auch auf die flussabwärts gelegenen Abschnitte zu vermuten. Der Einfluss der Vergletscherung auf Taxazahl und Abundanz der Fauna konnte durch FÜREDER et al. (2002) bereits dargestellt werden, wobei dieser Zusammenhang keine direkte Abhängigkeit mit der Meereshöhe zeigte.

Der Großteil der ökologischen Studien an Gletscherbächen wurde in Oberläufen und in Abschnitten über oder an der Baumgrenze durchgeführt (BRITTAIN & MILNER 2001, WARD & UEHLINGER 2003). Abgesehen von den Arbeiten, die sich mit der Struktur der Lebensgemeinschaften beschäftigen (z.B. BURGHERR & WARD 2001, BRITTAIN & MILNER 2001), gibt es kaum wissenschaftliche Veröffentlichungen, die den Einfluss der

Gletscherschmelze auf die funktionellen Gegebenheiten und Zusammenhänge der benthischen Gewässerzönose in alpinen Lagen und in beträchtlichen Abstand zum Gletscher beschreibt. Angesichts der vielfältigen Szenarien des Klimawandels (Gletscherrückgang) und der fortschreitenden Beeinträchtigung durch den Menschen (Wasserausleitung zur Energieversorgung), kommt der Untersuchung dieser kausalen Zusammenhänge in vergletscherten Einzugsgebieten große Bedeutung zu.

Die extremen und für viele Arten lebensfeindlichen Gegebenheiten in Gletscherbächen setzen der erfolgreichen und nachhaltigen Besiedlung durch wasserlebende wirbellose Tiere deutliche Grenzen. Das Vorkommen einer bestimmten Art kann daher nur als ein direkter Ausdruck ihrer autökologischen Eigenschaften und ihres Vermögens, diese Gegebenheiten zu tolerieren oder sich anzupassen, interpretiert werden (WARD 1992, FÜREDER 1999). Folglich ist die Gletscherbachfauna in ihrer Artenzahl (und auch Individuendichte) stark dezimiert, eine Änderung im Längsverlauf ist deutlich ausgeprägt und auch gut prognostizierbar (MILNER & PETTS 1994, WARD 1994, FÜREDER et al. 2001).

Diese Unterschiede der Gewässerzönosen mögen den hohen Grad der Spezialisierung der vorkommenden Arten in alpinen Bächen widerspiegeln (FÜREDER 1999) – zahlreiche Arten zeigen im Vergleich zu ihren Nahverwandten in anderen Gewässern einen engen Toleranzbereich in Bezug auf mehrere Umweltfaktoren (z.B. Temperatur, Strömung, Nährstoffkonzentration). Das Überleben unter den Extrembedingungen in Gletscherbächen setzt besondere physiologische Anpassungen und/oder besondere Adaptationen im Lebenszyklus voraus. Folglich sind bei Vergleich mit Organismen aus weniger extremen Lebensräumen durchaus Modifikationen in Generationsdauer, Larvalwachstum und Eisowie Larvalentwicklung zu erwarten. Form, Ausmaß und Wirkung dieser potentiellen Anpassungen der Gletscherbachbewohner sind aber kaum durch wissenschaftliche Untersuchungen und Experimente belegt.

Es besteht derzeit generelle Übereinstimmung, dass der Klimawandel aber auch andere direkte und indirekte Beeinträchtigungen das hydrologische Regime vieler Fließgewässer nachhaltig beeinträchtigen wird. Besonders sind dabei die Gletscherabflüsse betroffen (MCGREGOR et al. 1995). Der fortschreitende Ausbau der Wassernutzung, wie Ausleitungen zur Energieerzeugung und Bewässerung, und die sich ständig ausdehnende Landnutzung werden wesentliche Eingriffe in die Struktur und Funktion der Fließgewässerökosysteme mit sich bringen (e.g. BOON 1992, BRITTAIN & SALTVEIT 1989, PETTS & BICKERTON 1994).

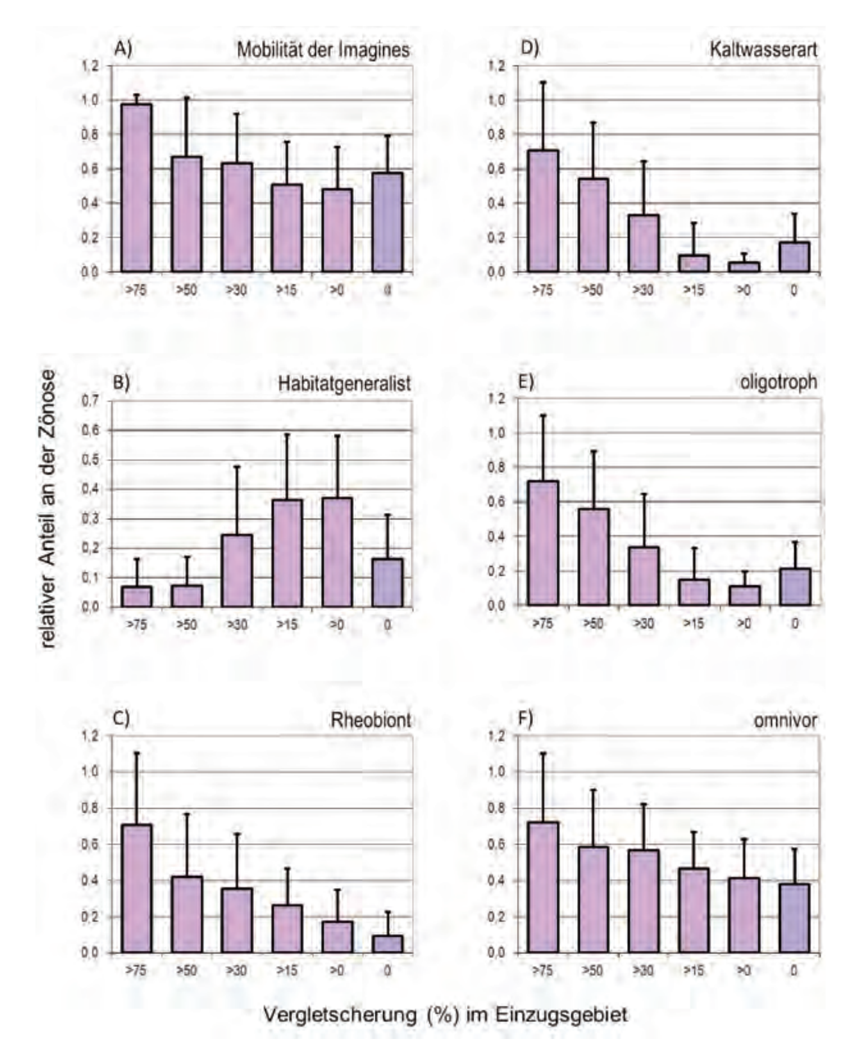


Abb. 7: Die Gebirgsbachfauna erweist sich als überaus spezifisch, wenn sie in Beziehung zur Vergletscherung des Einzugsgebietes betrachtet wird. Die Arteigenschaften innerhalb der Zönosen ändern sich deutlich. Hier sind Beispiele der Resilienz (A, B), Resistenz (C) Toleranz gegenüber gewässertypischen Extremfaktoren (D, E, F) dargestellt.

Der kausale Zusammenhang zwischen den Umweltfaktoren und den biologischen und ökologischen Eigenschaften/Merkmalen (Englisch: „traits“) von Fließgewässerbewohnern wurde durch die Entwicklung von statistischen Methoden und Analyse digital verfügbarer Informationen ermöglicht (DOLÉDEC et al. 1996, DOLÉDEC et al. 2000, STATZNER et al. 2004). Bislang liegen derartige Studien fast ausschließlich aus Flüssen der tieferen Lagen (meist größere Flüsse) vor.

Inzwischen beruhen zahlreiche Untersuchungen zur funktionellen Diversität der Gewässerzönosen auf der Analyse biologischer und ökologischer Art-Eigenschaften (STATZNER et al. 1994, USSEGLIO-POLATERA et al. 2000). Als konzeptioneller Hintergrund fungiert dabei die Annahme, dass bestimmte Umweltfaktoren als eine Art Filter für die Herausbildung spezieller Eigenschaften von Organismen wirken. Die Kombination bestimmter Art-Eigenschaften wird als adaptive Lösung gegenüber

bestimmter Gegebenheiten des Lebensraumes erachtet (SOUTHWOOD 1988, STATZNER et al. 2001, CHESSMAN & ROYAL 2004). Sinngemäß, kann auch angenommen werden, dass die extremen Umweltfaktoren in Gletscherbächen die Filter zur Entwicklung oder Herausbildung biologischer und ökologischer Art-Eigenschaften darstellen. Bis heute wurde dieses Konzept noch kaum in alpinen und arktischen Fließgewässern angewandt (siehe aber SNOOK & MILNER 2002, ILG & CASTELLA 2006, FÜREDER 2007).

In unseren Arbeiten konnten wir zeigen (z.B. FÜREDER 2007), dass die Auswirkungen unterschiedlicher Umweltgegebenheiten auf die strukturellen und funktionellen Eigenschaften von Fließgewässerzönosen mit Hilfe der Anwendung von biologischen und ökologischen Art-Eigenschaften darstellbar und prognostizierbar ist.

Für die Charakterisierung der Zoozönosen alpiner Fließgewässer wurden verfügbare Datensammlungen von Gebirgsbächen der Alpen verwendet. Für die Anwendung der Art-Eigenschaften fanden die Definitionen aus FÜREDER (2007) Verwendung, wo diese als Ausdruck der Resilienz (1), der Resistenz (2) und der Anpassung an bestimmte gewässertypische Extremfaktoren (3) für die vorkommenden Gebirgsbacharten eingestuft wurden.

1) Resilienz-Art-Eigenschaften: a) „geringe Körpergröße" (Mehrheit der letzten Larvenstadien sind 10 mm oder weniger lang); b) „hohe Mobilität der Imagines" (Eignung zum Fliegen über Einzugsgebietsgrenzen); c) „Habitatgeneralist" (nur schwache Präferenz bezüglich eines bestimmten Habitates).

2) Resistanz-Art-Eigenschaften: d) „Haftorganismen" (besitzen Verhaltensmuster oder morphologische Ausbildungen, die ein besonders gutes Anheften an das Substrat ermöglicht); e) „strömungsoptimale/abgeflachte Körperform" (Tiere besitzen Körperform, die Scherkräfte reduziert und daher eine Verfrachtung durch die Strömung verhindert – ist oft mit einem typischen Verhaltensmuster gekoppelt); f) „zumindest 2 Entwicklungsstadien außerhalb des Gewässers" (Adultus und Ei, Puppe und Adultus oder Subimago und Imago bei Eintagsfliegen).

3) Art-Eigenschaften hinsichtlich bestimmter Extremfaktoren: g) „Kaltwasserart" (Taxa, die innerhalb eines engen, tiefen Temperaturgradienten leben); h) "Oligotrophie" (Taxa, die typisch für maximal geringe Mengen organischer Anreicherung sind, z.B. xeno- bis oligosaprobe Arten); und i) „Omnivorie" (gehören mehr als zwei funktionellen Ernährungstypen an oder ernähren sich von mehr als zwei Nahrungsformen).

Insgesamt wurden 297 aquatische Invertebraten-Taxa aus zahlreichen Untersuchungen in die Datensammlung zusammengeführt. Eine vorläufige Definition und Einstufung der Art-Eigenschaften wurde auf Grundlage vielfältiger Informationen aus publizierten und unveröffentlichten Arbeiten vorgenommen.

Da in alpinen Fließgewässern höchst variable Umweltfaktoren vorherrschen und ihre Extremausprägung ein spezifisches Attribut von Gletschergewässern ist, wurde getestet, wie die Vergletscherung im Einzugsgebiet die Bachzönosen beeinflusst und wie sich dies auf das Vorkommen, die Verteilung bestimmter Eigenschaften der vorkommenden Taxa auswirkt. Arten, die in diesen Gewässern leben, müssen mit einem Set von biologischen und ökologischen Art-Eigenschaften ausgestatten sein, die ihnen ein Überleben im gesamten Generationszyklus sichert. Strategien oder Eigenschaften der Resilienz und/oder der Resistenz können zusammen mit physiologischen und metobolischen Leistungen zum Ertragen/Überwinden tiefer Temperaturen und reduzierter Nahrungsverfügbarkeit als besonders erfolgreiche Eigenschaften der Gebirgsbachbewohner angesehen werden. In diesem Sinne werden die Art-Eigenschaften (a)-(c) der Resilienz zugeschrieben. Die Körpergröße wird als negativ korreliert mit der Generationszeit vermutet (Daten, die diesen Zusammenhang belegen, fehlen jedoch). Kleine Arten zeigen vermutlich bessere Resilienz, da die Zeitspanne zwischen Schlüpfen und Eiablage kürzer ist. Die Art-Eigenschaften (d)-(f) werden als Resistenz-Strategien gesehen, und (g)-(i) indizieren das Potential, bestimmte gewässertypische Extremfaktoren wie geringe Temperaturen und limitierte Nahrung zu ertragen.

Die morphologischen Anpassungen, strukturellen Einrichtungen und Besonderheiten in Lebensweise und Stoffumsatz ermöglichen also den Arten eine dauerhafte Besiedlung und die Ausbildung stabiler Populationen in Gletscherbächen bis in die extremsten Bereiche. Diese Ausstattungen wurden über Jahrmillionenen entwickelt. Zahlreichen anderen wasserlebenden Wirbellosen ist dies aber nicht gelungen, ihr Vorkommen ist dann auf Bachregionen beschränkt, wo die Umweltfaktoren weniger extrem ausgebildet sind. Wenn die limitierende Faktoren an Intensität abnehmen, werden die Arten der Extremgemeinschaft allmählich von anderen Arten abgelöst, andere gesellen sich dazu.

Klimawandel und alpine Fließgewässerökosysteme

Bis heute zeigen besonders die Gebirgslandschaften die zeitlichen und räumlichen Heterogenität von Klima, Hydrologie und Geomorphologie. Während der

letzten Eiszeit haben Gletscher etwa 32 % der gesamten Landfläche bedeckt, woraus sich die enorme Bedeutung der Gletscherflüsse über Jahrhunderte hinweg ableiten lässt. Da heute weniger als 10 % der Landfläche mit Gletschern bedeckt sind, wurden viele Gletscherflüsse von Flüssen abgelöst, die heute von Schneeschmelze vor allem aber von Niederschlägen in ihrem Abflussverhalten übers Jahr beeinflusst sind. Daraus ist zu schließen, dass der Anteil der gletschergeprägten Fließgewässer über die letzten Jahrtausende stark abgenommen hat.

Dieser Tatbestand und auch jüngere Beobachtungen verdeutlichen: der Klimawandel ist ständige Realität. Seit dem letzten Hochstand der Vergletscherung um 1850 konnte ein kontinuierlicher Rückgang der Gletscher in vielen Teilen der Erde beobachtet werden. Beispiele aus den europäischen Alpen verdeutlichen, dass letztes Jahrhundert von einem dramatischen Rückzug der Talgletscher charakterisiert ist.

Moderne Klimamodelle prognostizieren eine Reihe von Veränderungen, die deutliche Auswirkungen auf den Wasserkreislauf und damit auf Fließgewässer haben werden. So ist durch die zeitliche Verschiebung der Niederschlagshäufigkeit und –mengen, vermehrte Starkniederschläge, weniger Niederschläge in Form von Schnee, Anstieg der Schneegrenze, Abschmelzen eines Großteils der Gletscher und die Veränderung des Abflussregimes ein deutlicher Einfluss auf die Fließgewässerökosysteme zu erwarten.

Die möglichen Auswirkungen des Klimawandels auf die alpinen Fließgewässerökosysteme sind vielerorts als äußerst komplex diskutiert worden (z.B. McGregor et al. 1995), und haben in der Folge gute Überblicksarbeiten erbracht (z.B. Brittain & Milner 2001). Von eigenen Untersuchungen im Gebiet von Obergurgl (Ötztal, Tirol) und vor allem jüngst im Nationalpark Hohe Tauern (z.B. Füreder & Schöner 2013, Mätzler & Füreder 2013, Niedrist & Füreder 2013, Schütz & Füreder 2013) lassen sich einige grundsätzliche Tendenzen voraussagen, die in alpinen Fließgewässern zu erwarten sind – zumindest was das ökosystemare Niveau und besonders die Gewässerfauna betrifft.

Durch den prognostizierten Klimawandel und den fortschreitenden Rückgang der Vergletscherung kommt es zu einer Veränderung der Schlüsselprozesse in Gletscherbächen (Abb. 8). Betrachtet man Gebirgsbäche entlang einer Umweltextreme-Diversität-Kurve, so kommen Gletscherbäche am unteren Ende des absteigenden Astes zu liegen. Neben dem Rückgang der Vergletscherung des Einzugsgebietes sowie der Abnahme der Dauer der Schneebedeckung werden sich besonders Temperaturhaushalt, Menge und chemische Zusammensetzung des Wassers auf den Gewässertyp auswirken. Die durch extreme Umweltfaktoren charakterisierten

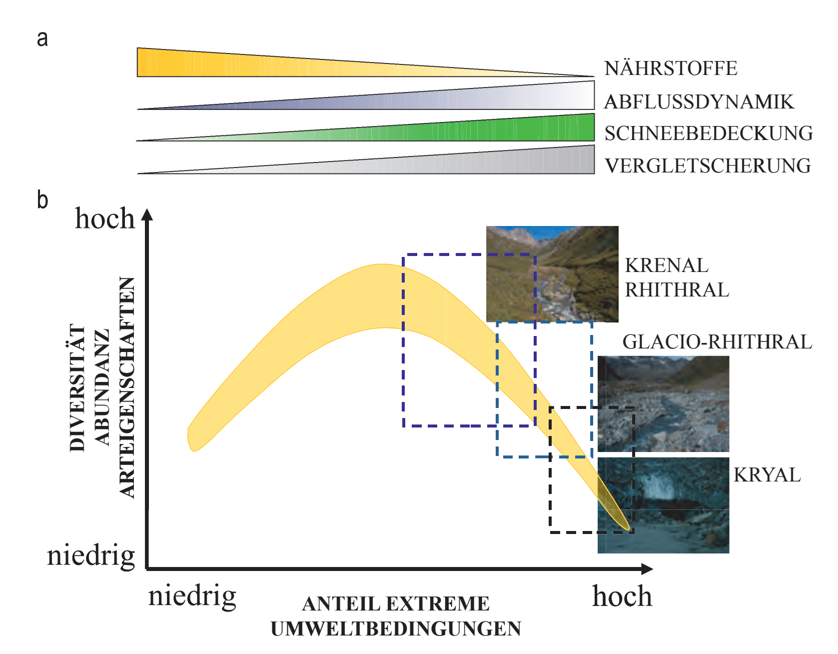


Abb. 8: Szenario der Auswirkung des Klimawandels auf Umweltfaktoren und damit auf Struktur und Funktion der Lebensgemeinschaften (hier als Diversität, Taxazahl und Variabilität von Arteigenschaften) von Gebirgsbächen (Füreder 2007; Füreder 2012, verändert).

KRYAL- und GLACIO-RHITHRAL-Abschnitte werden allmählich in KRENAL oder RHITHRAL-Bereiche übergehen. Bei Abnahme der Extremfaktoren positionieren sich die Gewässerabschnitte in günstigeren Lagen, d.h. sie bewegen sich zum Optimum der Kurve.

Die Extremstandorte verschwinden und die Lebensbedingungen in alpinen Fliessgewässern werden ähnlicher. Die durch wenige aber hochspezialisierte Arten gekennzeichnete Gletscherbachzönose wird durch eine abgelöst, die durch mehrere (viele) Arten charakterisiert ist, die hinsichtlich Temperatur und Nahrungsanspruch weniger oder kaum spezialisiert sind. Spezielle Indikatorarten oder glaziale Arten werden sukzessive verschwinden.

Abgesehen von den Veränderungen auf ökosystemaren Niveau gibt es möglicherweise noch eine Vielzahl von weiteren Auswirkungen des Klimawandels auf Fließgewässersysteme. Im Gegensatz zum Verlust der Gletscherbach-Arten, die an die extremen Umweltfaktoren optimal angepasst sind und von anderen Besiedlern verdrängt werden, ist ein verändertes Abflussgeschehen mit häufigen Hochwasserereignissen ein viel auffälligeres Zeugnis von Klimaveränderungen. Zusammen mit veränderter Niederschlagsaktivität destabilisieren sie möglicherweise alpine Vegetation und Waldgesellschaften. Allesamt Faktoren die Fließgewässer innerhalb aber auch außerhalb der Alpen in mannigfacher Weise direkt oder indirekt beeinträchtigen werden.

Die hohe Zahl der durch menschliche Aktivitäten beeinflussten Bäche und Flüsse der Alpen (Füreder et

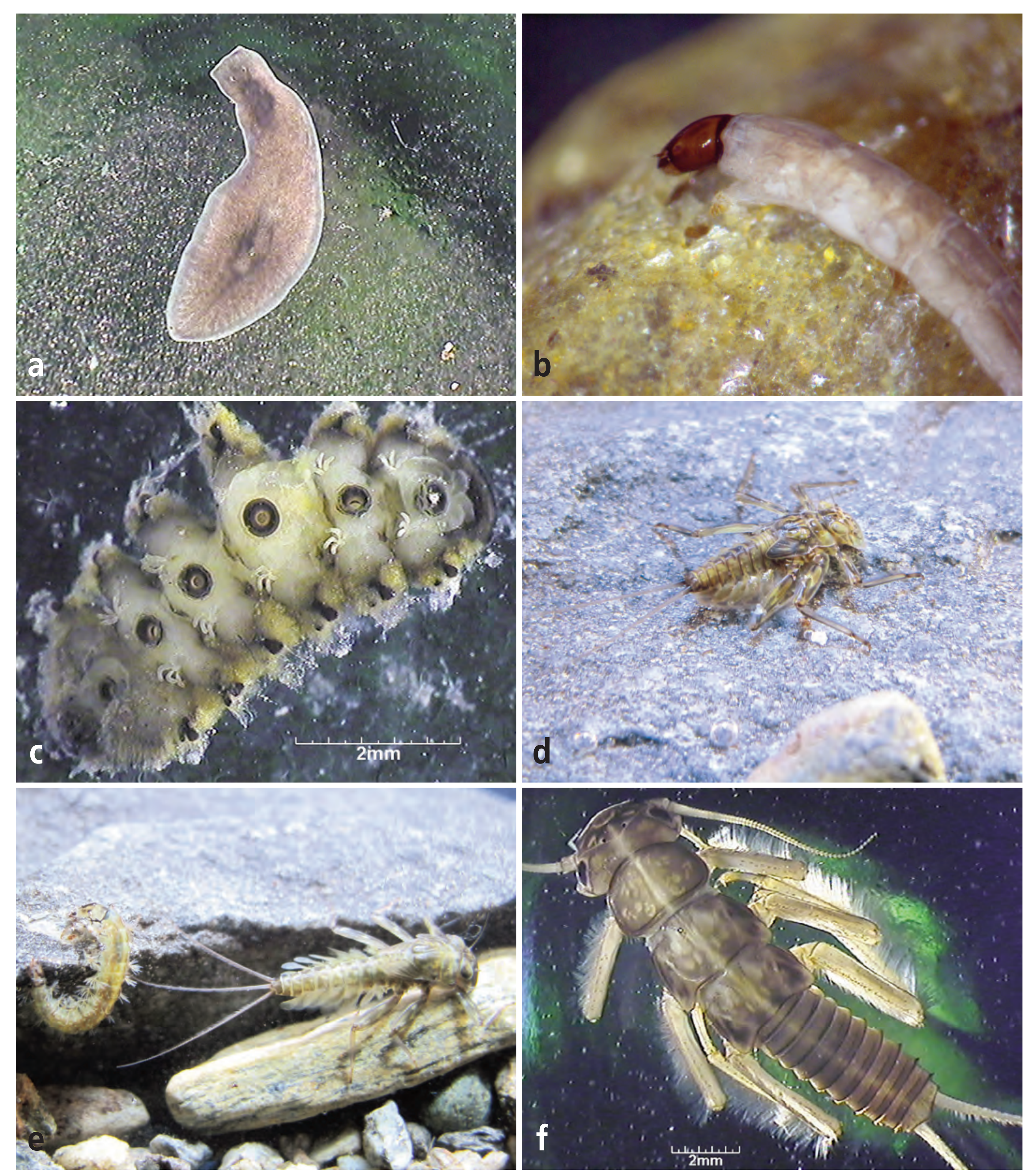


Abb. 7: Beispiele häufiger Vertreter der Gebirgsbachzönose, die mit unterschiedlichen Arteigenschaften ausgestattet sind. Der Alpenstrudelwurm *Crenobia alpina* (**a**) und die Gletscherbachzuckmücken *Diamesa* Gr. *latitarsis* (**b**) besitzen keine oder rudimentäre Körperanhänge; Blephariceridae-(*Liponeura* sp. **c**) und Heptageniidae-Larven, hier die Gattungen *Epeorus* sp. (**d**) und *Ecdyonurus*, hier mit der freilebenden Trichopterenlarve *Rhyacophila* (**e**) und die räuberische Steinfliege *Dictyogenus* (**f**) haben beste Klammervorrichtungen.







Abb. 8: Abb. 8: Vertreter, die für etwas tieferen Lagen typisch sind: Zwei Diptera, die Chironomidae *Brillia flavifrons* (**a**) und die Athericidae *Atherix ibis* (**b**) und die Köcherfliege *Drusus discolor* (**c**).

al. 2002) macht es nicht gerade leicht, die Auswirkungen der Klimaveränderungen eindeutig vorherzusagen. Nicht zuletzt daher kommt den ganzheitlichen Ökosystemstudien, wie wir sie an abgelegenen alpinen Gewässern durchführen, mit einer umfassenden, taxonomischen Bearbeitung der Gewässerfauna, besondere Bedeutung zu. Jetzt gilt es die prognostizierte Änderung der Umwelt- und Klimafaktoren an den Ökosystemen und deren Lebensgemeinschaften zu testen. Das komplexe Mosaik von Funktion und Diversität gilt es besonders in Bezug auf Störungen als die treibende Kraft in alpinen Fließgewässern zu verstehen. Und hier spielen die vielfältigen Anpassungen innerhalb der Überlebenskünstler und deren Erforschung eine große Rolle.

Zusammenfassung

Alpine Fließgewässer sind natürlicherweise von Gletscherabflüssen, Schneeschmelze und/oder Grundwassereinfluss geprägt. Sie können einerseits gleiche Merkmale wie das Überwinden großer Höhengradienten, hohe Fließgeschwindigkeiten und eine große Abflussdynamik aufweisen, andererseits bewirkt jede spezielle Herkunft des Wassers und seine mengenmäßige Verteilung ein charakteristisches Abflussregime und eine ganz bestimmte Zusammensetzung der physikalischen und chemischen Eigenschaften. Diese Faktoren wirken auf die Gewässerfauna und sind einer möglichen Auswirkung durch Klimaveränderungen ausgesetzt. In jüngsten Untersuchungen konnten wir zeigen, dass besonders die Vergletscherung des Einzugsgebietes einen deutlichen Einfluss auf die Hydromorphologie eines Gewässerabschnittes und auf die Gewässerzönosen hat. Anschließend testeten wir den Effekt der Vergletscherung auf die Gewässerzönosen unter Anwendung einer Einstufung von Art-Eigenschaften der Resilienz, Resistenz und Toleranz gegenüber extremen Umweltparametern. Da sich ein klarer Zusammenhang mit dem Gradienten der Vergletscherung im Einzugsgebiet zeigte, haben derartige Anwendungen gutes Potential mehr über die Auswirkungen von klimatischen Veränderungen auf Struktur und Funktion von Gewässerzonösen zu erfahren. Eine saubere und umfassende Anwendung taxonomischer Kenntnisse ist dabei Voraussetzung.

Literatur

Barnett T.P., Adam J.C. & D.P. Lettenmaier (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. – Nature **438**, 303-309.

Bates B.C., Kundzewicz Z.W., Wu S. & J.P. Palutikof (Eds; 2008): Climate Change and Water. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC Secretariat, Geneva, 210 pp.

Beniston M. (2003). Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts. — Climatic Change **59**, 5-31.

Boon P.J. (1992): Essential elements in the case for river conservation. — In: P.J. Boon, P. Calow & G.E. Petts (Eds.): River conservation and management. Wiley, Chichester.

Bretschko G. (1969): Zur Hydrobiologie zentralalpiner Gletscherabflüsse. — Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft Innsbruck 1968: 741-750.

Brittain J.E. & A.M. Milner (2001): Special issue: Glacier-fed rivers – Unique lotic ecosystems. — Freshwater Biology **46**: 1571-1847.

Brittain J.E. & S.J. Saltveit (1989): A review of the effects of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). — Regulated Rivers **3**: 191-204.

Brittain J.E., Castella E., Gislason G.M., Lencioni V., Lods-Crozet B., Maiolini B., Milner A.M., Petts G.E. & S. Saltveit (2000): Towards a conceptual understanding of arctic and alpine streams. — Verhandlugen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie **27**: 740-743.

Brown L.E., Hannah D.M. & A.M. Milner (2003): Alpine stream habitat classification: an alternative approach incorporating the role of dynamic water source contribution. – Arctic, Antarctic and Alpine Research **35**: 313-322.

Burgherr P. & J.V. Ward (2001): Longitudinal and seasonal distribution patterns of the benthic fauna of an alpine glacial stream (Val Roseg, Swiss Alps). – Freshwater Biology **46**: 1705-1721.

Castella E., Adalsteinsson H., Brittain J.E., Gislason G.M., Lehmann A., Lencioni V., Lods-Crozet B., Maiolini B., Milner A.M., Olafsson J.S., Saltveit S. & D.L. Snook (2001): Macrobenthic invertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. — Freshwater Biology **46**: 1811-1831.

Chessman B.C. & M.J. Royal (2004): Bioassessment without reference sites: use of environmental filters to predict natural assemblages of river macroinvertebrates. — Journal of the North American Benthological Society **23**: 599–615.

Dolédec S., Chessel D., Ter Braak C.J.F. & S. Champély (1996): Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. Environmental and Ecological Statistics **3**: 143–166.

Dolédec S., Olivier J.M. & B. Statzner (2000): Accurate description of abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. — Archiv für Hydrobiologie **148**: 25–43.

Dolédec S., Statzner B. & M. Bournard (1999): Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. — Freshwater Biology **42**: 737-758.

Füreder L. (1999): High Alpine Streams: Cold Habitat for Insect Larvae. — In: Margesin R. & F. Schinner (Eds.): Cold Adapted Organisms. Ecology, Physiology, Enzymology and Molecular Biology. Springer Verlag, Berlin.

Füreder L., Schütz C., Burger R. & M. Wallinger (2000): Seasonal abundance and community structure of of Chironomidae in two contrasting high alpine streams. — Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie **27**: 1596-1601.

Füreder L., Schütz C., Wallinger M. & R. Burger (2001): Physico-chemistry and aquatic insects of a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. — Freshwater Biology **46**: 1673-1690.

Füreder L., Vacha C., Amprosi K., Bühler S., Hansen C.M.E. & C. Moritz (2002): Reference conditions of alpine streams: Physical habitat and ecology. — Water, Air & Soil Pollution: Focus **2**: 275-294.

Füreder L., Wallinger M. & R. Burger (2005): Longitudinal and seasonal pattern of insect emergence in alpine streams. — Aquatic Ecology **39**: 67-78.

Füreder L. (2007). Life at the Edge: Habitat Condition and Bottom Fauna of Alpine Running Waters. — International Review of Hydrobiology **92**: 491-513.

Füreder L. (2012): Freshwater Ecology: Melting Biodiversity. Nature Climate Change 2: 318-319.

Füreder L. & W. Schöner (2013): Framework for long-term ecological research in Alpine river systems. — In: 5th Symposium Conference Volume for Research in Protected Areas. Conference Volume 5. Mittersill, 10 to 12 June 2013. Salzburg: Salzburger Nationalparkfonds, S. 197-204.

Hodkinson I.D. & J.K. Jackson (2005). Terrestrial and aquatic invertebrates as bioindicators for environmental monitoring, with particular reference to mountain ecosystems. — Environmental Management **35**: 1-18.

Ilg C. & E. Castella (2006): Patterns of macroinvertebrate traits along three glacial stream continuums. — Freshwater Biology (im Druck).

Jackson J.K. & L. Füreder (2006): Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. — Freshwater Biology **51**: 591-603.

Körner C. (1995): Alpine plant diversity: A global survey and functional interpretation. — In: Chapin F.S. & C. Körner (eds.) Arctic and Alpine Biodiversity: Pattern, Causes and Ecosystem Consequences. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag: 45-62.

Malard F., Tockner K. & J.V. Ward (1999): Shifting dominance of subcatchment water sources and flow paths in a glacial floodplain, Val Roseg, Switzerland. — Arctic, Antarctic, and Alpine Research **31**: 135-150.

Mätzler A. & L. Füreder (2013): Who is eating what? Functional feeding-group composition in Alpine rivers. — In: 5th Symposium Conference Volume for Research in Protected Areas. Conference Volume 5. Mittersill, 10 to 12 June 2013. Salzburg: Salzburger Nationalparkfonds, S. 505-508.

McGregor G., Petts G.E., Gurnell A.M. & A.M. Milner (1995): Sensitivity of alpine ecosystems to climate change and human impacts. — Aquatic Conservation **5**: 233-247.

Milner A.M. & G.E. Petts (1994): Glacial rivers: physical habitat and ecology. — Freshwater Biology **32**: 295-307.

Niedrist G. & L. Füreder (2013): Spatial and temporal variation of chironomid assemblages in glaciated catchments (NP Hohe Tauern). — In: 5th Symposium Conference Volume for Research in Protected Areas. Conference Volume 5. Mittersill, 10 to 12 June 2013. Salzburg: Salzburger Nationalparkfonds, S. 537-540.

PETTS G.E. & M.A. BICKERTON (1994): Influence of water abstraction on the macroinvertebrate community gradient within a glacial stream system: La Borgne d'Arolla, Valais, Switzerland. — Freshwater Biology **32**: 375-386.

ROTT E., CANTONATI M. FÜREDER, L. & P. PFISTER (2006a): Benthic algae in high altitude streams of the Alps – a neglected component of aquatic biota. — In: Ecology of high altitude aquatic systems in the Alps. LAMI A. & A. BOGGERO (eds.) Hydrobiol. **562**: 195-216.

ROTT E., FÜREDER L., SCHÜTZ C., SONNTAG B. & A. WILLE (2006b): A conceptual model for niche separation of biota within an extreme stream microhabitat. — Verh. Internat. Verein. Limnol. **29**: 2321-2323.

SCHÜTZ C., WALLINGER M., BURGER R. & L. FÜREDER (2001): Effects of snow cover on the benthic fauna in high alpine streams. — Freshwater Biology **46**: 1691-1704.

SCHÜTZ S. & L. FÜREDER (2013): Adequate indicators for environmental change in alpine river systems (Hohe Tauern NP, Austria). — In: 5th Symposium Conference Volume for Research in Protected Areas. Conference Volume 5. Mittersill, 10 to 12 June 2013. Salzburg: Salzburger Nationalparkfonds, S. 709-712.

SHARP M., RICHARDS K.S. & M. TRANTER (1998): Glacier Hydrology and Hydrochemistry. — John Wiley and Sons, Chichester, UK.

SMITH B.P.G., HANNAH D.M., GURNELL A.M. & G.E. PETTS (2001): A hydromorphological context for ecological research on alpine glacial rivers. — Freshwater Biology **46**: 1579-1596.

SNOOK D.L. & A.M. MILNER (2002): Biological traits of macroinvertebrates and hydraulic conditions in a glacier-fed catchment (French Pyrénées). — Archiv für Hydrobiologie **153**: 245–271.

SOUTHWOOD T.R.E. (1988): Tactics, strategies and templets. — Oikos **52**: 3-18.

STATZNER B., DOLÉDEC S. & B. HUGUENY (2004): Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various filter types. — Ecography **27**: 470-488.

STATZNER B., HILDREW A.G. & V.H. RESH (2001): Species traits and environmental constraints: entomological research and the history of ecological theory. — Annual Review of Entomology **46**: 191–316.

STATZNER B., RESH V.H. & S. DOLÉDEC (1994): Ecology of the Upper Rhône River: a test of habitat templet theories. — Freshwater Biology **31**: 235–554.

STAUDACHER K. & L. FÜREDER (2006): Habitat complexity and invertebrates in selected Alpine springs (Schütt, Carinthia, Austria). — Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie (im Druck).

TOCKNER K., MALARD F., BURGHERR P., ROBINSON C.T., UEHLINGER U., ZAH R. & J.V. WARD (1997): Physico-chemical characterisation of channel types in a glacial floodplain ecosystem (Val Roseg, Switzerland). — Archiv für Hydrobiologie **140**: 433-463.

USSEGLIO-POLATERA P., BOURNAUD M., RICHOUX P. & H. TACHET (2000): Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. — Freshwater Biology **43**: 175–205.

VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R. & C.E. CUSHING (1980): The river continuum concept. — Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science **37**: 130-177.

WARD J.V. (1992): Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat. — John Wiley & Sons, New York: 1-438.

WARD J.V. (1994): The Ecology of Alpine streams. — Freshwater Ecology **32**: 277-294.

WARD J.V. & J.A. STANFORD (1983): The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. — In: T.D. FONTAINE & S. M. BARTELL (eds): Dynamics of lotic ecosystems. — Ann Arbor Science Publishers Inc., Ann Arbor, MI.

WARD J.V. & U. UEHLINGER (2003): Ecology of a glacial floodplain. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

WARD J.V., MALARD F., TOCKNER K. & U. UEHLINGER (1999): Influence of ground water on surface water conditions in a glacial flood plain of the Swiss Alps. — Hydrological Processes **13**: 277-293.

Anschrift des Verfassers:

Leopold FÜREDER
Institut für Ökologie
Universität Innsbruck
Technikerstr. 25
6020 Innsbruck, Austria
E-Mail: Leopold.Fuereder@uibk.ac.at